Mittelblatt und Amnion der Katze.

Habilitationsschrift

der

hohen philosophischen Fakultät

der k. Friedrich-Alexander-Universität Erlangen

zur

Erlangung der venia legendi

vorgelegt

von

Dr. Albert Fleischmann,
Assistenten am zoologischen Institute.

Erlangen 1887.
Druck der Universitäts-Buchdruckerei von E. Th. Jacob.

Mittelblatt und Amnion der Katze.

Habilitationsschrift

der

hohen philosophischen Fakultät

der k. Friedrich-Alexander-Universität Erlangen

zur

Erlangung der venia legendi

vorgelegt

von

Dr. Albert Fleischmann,
Assistenten am zoologischen Institute.

Erlangen 1887.
Druck der Universitäts-Buchdruckerei von E. Th. Jacob.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546422_0224

Das Ei der Katze stellt sich am neunten Tage nach der Begattung als ein citronenförmiges, pralles Bläschen von ungefähr 20 mm Durchmesser dar, welches frei in der Höhlung des Uterusschlauches liegt und noch keine Verbindung mit der Schleimhaut desselben eingegangen hat. Auf dem mittleren Abschnitte der Citrone, d. h. auf dem höchsten Bezirke der Keimblase liegt die rundliche Keimscheibe, die sich gegenüber der übrigen Wand der Blastocyste durch engere und mehrschichtige Lagerung ihrer Elemente auszeichnet. Die Wand der Keimblase selbst ist aus zwei einschichtigen Zellblättern, dem Ektoderme und Entoderme, zusammengelegt. Von ihnen weist das Ektoderm kubische oder auch cylindrische Zellformen auf, während das Entoderm als eine ganz gleichmässige Schichte von flachen Zellplättchen die Blastodermhöhle austapeziert.

Das Ektoderm zeigt schon an jungen Keimblasen je nach verschiedenen Bezirken auch differente Zellformen und bald lässt sich im Umkreise der Keimscheibe eine hufeisenähnliche Stelle erkennen, an welcher die Ektodermzellen sich zu Cylindern verlängern, um so die erste Anlage der späteren Zotten der subzonalen Membran zu bilden. An dieser Stelle, oder, um den Ausdruck van Beneden's zu gebrauchen, am epiblastischen Hufeisen ist das Ektoderm immer noch einschichtige Lage und es geht dann durch eine schmale ringförmige Zone niederer kubischer Zellen ohne scharfe Grenze in die mehrschichtige Keimscheibe über, deren Dicke sich gegen das Centrum des Schildes mehr und mehr steigert. Es finden sich in der Litteratur mehrfache Angaben, welche für den Aufbau der Keimscheibe aus drei bis vier Schichten des Ektoderms sprechen. Ich habe zwar auch Bilder gefunden, welche direkt die Anschauung unterstützen, dass das junge Embryonalschild der Katze aus drei und sogar noch mehr Zelllagen sich zusammensetze, allein da ich derartige

Präparate nur dann fand, wenn ich die jungen Keimblasen ganz in Schnittserien zerlegt hatte, so glaube ich, dass die Keimscheibe sich nur in dem Falle mehrschichtig erweist, wenn eine genaue senkrechte Schnittrichtung durch die während der Conservierung meist zusammenfallende Keimblase nicht ermöglicht werden konnte. Denn als ich in anderen Fällen die Blastocyste an der dem Embryonalflecke entgegengesetzten Wand durch einen Längsschnitt eröffnet und als flache Haut ausgebreitet hatte, stellte sich der Embryonalschild nur als eine deutlich zweischichtige Scheibe dar. Zieht man daneben die übrigen Beschreibungen der Autoren von Keimscheiben anderer Amnioten in Betracht, so scheint der Schluss nicht unwahrscheinlich, dass bei den amnioten Wirbeltieren die Keimscheibe aus einer zweizelligen Lage von Ektoblast- und einer einfachen Lage von Entoblastzellen zusammengestellt sei.

Die am elften und zwölften Tage sich abspielenden Bildungsvorgänge zielen bekanntlich dahin, zwischen die durch die Furchung differenzierten primären Keimblätter ein neues „mittleres Keimblatt“, den Mesoblast, einzuschieben, nach dessen Vollendung erst die Gestaltung des Embryonalkörpers beginnen kann. Am hintern Ende der vorher ganz glatten Keimscheibe markiert sich axial ein bei Oberflächenbetrachtung dunkel erscheinender Strang, der Primitivstreif, welcher gegen die Mitte des Embryonalschildes vorwächst. Er fällt am Katzeneie nicht mit dessen Längsachse zusammen, sondern steht fast senkrecht zu dieser Richtung. Im Verlaufe der nächsten fünf bis sechs Tage aber dreht sich die ganze Keimscheibe so, dass während der späteren Eientwicklung die Längsachse des Embryo mit der Längsachse der Keimblase und des Uterushornes zusammenfällt. Von den Säugetieren ist zunächst nur noch für das Schaf durch Bonnet eine ähnliche Verschiebung der Embryonalachse zu der Keimblasenachse bekannt geworden, aber mit dem Unterschiede, dass beim Schafe zuerst Embryonalachse mit der Längsachse der schlauchförmigen Keimblase zusammenfällt und sich später in quere Richtung zu ihr stellt.

Da bei den andern Amnioten über die gegenseitige Lagerung dieser Achsen nichts genaues bekannt ist, so ist es noch nicht möglich, auch nur Hypothesen über die Ursachen und

die Bedeutung der Verlagerung der Embryonalachse aufzustellen.

Der Primitivstreif ist bei seinem ersten Auftreten ein ganz solides, mehr oder minder breites Gebilde, das an seiner Oberseite noch keine Spur der späteren Primitivrinne aufweist. Auf Querschnitten erkennt man deutlich, wie dieser solide Streifen schon in hohem Grade der Mesoblastbildung vorsteht. Die im Bereiche der Keimscheibe dicht zusammengestellten Ektoblastzellen drängen sich im Primitivstreifen noch enger zusammen und viele ektoblastische Elemente schieben sich dort aus dem Gefüge des äussern Zellblattes heraus. Häufig beobachtete ich Schnitte, auf welchen die Mesoblast- und Ektoblastzellen in schrägen Reihen standen, so dass der Anschein erweckt wurde, als wüchsen hier etliche Ektoblastzellen in Zellfäden aus, welche sich als Mesoderm zwischen die primären Keimblätter einschöben. Da ich derartige Bilder aber nicht regelmässig gefunden habe, so möchte ich dies Verhalten nicht als das normale betrachten.

Der Entoblast aus platt gedrückten Zellen gefugt, zieht unterhalb des Primitivstreifens als glatte einfache Lage hinweg; die niemals mit dem axialen Herde der untrennbaren Verschmelzung von Ektoblast und Mesoblast in eine innigere Beziehung tritt, sondern stets als wol abgegrenztes Blatt darunter wegstreicht. Dasselbe weist sowol unter als auch seitlich vom Primitivstreifen stets abgeplattete Zellen auf, erst gegen den Rand der Keimscheibe werden seine Elemente allmählig rundlich und gehen in kubische Formen über, in der sie auch die Innenwand jüngster Keimblasen austapezieren. Man kann so aus der Form der Entoblastzellen ableiten, dass sich dieser am Primitivstreifen niemals an der Bildung des Mesoblastes beteiligt. Denn auch an älteren Keimscheiben sah ich die Entoblastzellen immer nur als eine aus dünnen Plättchen zusammengefügte Lage unterhalb des Primitivstreifens, während weiterhin in der Wand der Blastocyste und besonders am Rande der Keimscheibe, also an den Stellen, wo unzweifelhaft energisches Wachstum stattfindet, der Entoblast die kubische Form bewahrte.

Die Mesoblastbildung in der jungen Katzenkeimscheibe kommt also einzig und allein dem axial gelegenen Ektoblaste zu, desich dort enger zusammenschiebt und mit dem Beginne der Mesor

blastentwicklung das Bild des Primitivstreifens gewährt. Ich werde im weiteren Verlaufe meiner Darstellung, um grössere Klarheit zu erreichen, den Bildungsherd des Mesoblastes, der sich in seiner Gesammtheit von der Fläche betrachtet in der Gestalt einer Leiste darstellt, kurzweg als Gastrulaleiste oder Urdarmleiste bezeichnen.

Auf die Frage, ob der Primitivstreifen oder vielmehr die Primitivrinne als Blastoporus oder als Urdarm aufzufassen sei, will ich hier nicht näher eingehen, da erst grössere vergleichende Untersuchungen über die verschiedenen Formen des Primitivstreifens bei Vögeln abzuwarten sind, um dafür einen sichern Massstab der Beurteilung zu gewinnen. Vorderhand darf man, ohne auf lebhaften Widerspruch zu stossen, die vom äussern Keimblatte stammenden Elemente des Primitivstreifens als Urentoderm bezeichnen und sie auf diese Weise in scharfen Gegensatz zu dem übrigen Ektoblaste der Keimscheibe stellen.

Der Primitivstreifen bleibt nur kurze Zeit ein solides leistenartiges Gebilde, denn bald senkt sich auf seiner oberen, bisher flachen Seite eine Rinne ein. Diese Primitivrinne erstreckt sich jedoch nicht über die ganze Länge der Achsenplatte, sondern letztere schwillt sowol am Vorderende wie am Hinterende zu je einem soliden, etwas verbreiterten Knopfe an. Der vordere ist als Hensen'scher oder Kopf-Knoten bekannt, den hinteren will ich Schwanzknoten heissen. Vom Kopfknoten senkt sich schräg gegen den Entoblast der Kopffortsatz des Primitivstreifens, an dessen Bildung sich das Ektoblast nicht mehr beteiligt; wenigstens zeigen Querschnitte durch diese Region, dass das Ektoblast mit dem centralen Mesoblast des Kopffortsatzes nicht in Verschmelzung steht. Der Kopffortsatz ist ausschliesslich vom Mesoblaste gebildet und obwol manche Forscher angeben, dass derselbe mit dem Entoblaste innig verlötet sei und an dieser Stelle der Entoblast wirklich mesoblastische Zellen bildet, so konnte ich mich doch nicht überzeugen, dass die platten Entoblastzellen die passive Rolle einer Bekleidung des mesoblastischen Kopffortsatzes aufgäben, um aktiv an seinem Wachstume sich zu beteiligen.

Die Rinne des Primitivstreifens bildet sich in den nächsten Tagen d. h. vom 12. Tage nach der Begattung langsam zurück.

An ihrer Stelle erhebt sich auf der Achsenplatte eine kleine mediane Leiste, deren beide sanft konkav abfallenden Wände in die Primitivfalten übergehen. Die Rückbildung markiert sich zuerst hinter dem Kopfknoten und rückt in ausserordentlich langsamen Tempo gegen den Schwanz vor, so dass man öfters Stadien beobachtet, bei welchen vorne die mediane Leiste, hinten aber eine flache Primitivrinne vorhanden ist.

Durch das Auftreten der dorsalen Leiste wird der Primitivstreifen etwas verbreitert im Gegensatze zu seinem hinteren noch eine Rinne tragenden Abschnitte. Auch die Urdarmleiste, d. h. der Teil der Achsenplatte, wo Urentoblast und Mesoblast untrennbar verschmolzen sind, wird unterhalb der dorsalen Leiste schmäler, so dass man wol annehmen darf, dass der eine dorsale Leiste tragende Abschnitt des Primitivstreifens seine aktive Beteiligung an der Mesoblastbildung mindestens sehr reduciert, wenn nicht vollständig aufgegeben habe.

Zu gleicher Zeit weicht der Kopffortsatz des Primitivstreifens mit dem an Ausdehnung schwindenden Gebilde kaudalwärts zurück. Schliesslich ist der ganze Primitivstreifen in eine am Schwanzende des Embryo liegende knopfartige Zellmasse zusammengeschoben, aus welcher axial die strangförmige Anlage der Chorda hervorragt.

Das Mesoblast wächst aus der axial gelegenen Urdarmleiste nach beiden Seiten als ein festgeschlossenes Zellblatt zwischen die beiden primären Keimblätter hinein; es dringt aber auch am Vorder- und Hinterende des Primitivstreifens über denselben hinaus, so dass es ihn bald nach dem Beginne der Mesoblastentwicklung wie ein Heiligenschein umsteht. Die Verbreitung des Mesoblastes in der Keimscheibe ist jedoch keine gleichmässige, vielmehr schiebt es sich am Schwanzende des Primitivstreifens schneller nach den Seiten in grösserer Fläche zwischen die primären Keimblätter als am vordern Ende, ja es reicht hinten schon auf den Dottersack hinaus, während es am Kopfknoten sich nur um ein Geringes von seinem Ursprungsgebiete entfernt.

So bietet das Mesoblast in seiner Gesammtheit in jungen Keimscheiben den Umriss einer flachen Birne, deren Stielende vor dem Kopfe, deren Narbenpol hinter dem Schwanze des

Primitivstreifens liegt. Aus der ungleichmässigen Ausbreitung des Mesoblastes darf man wol auf die Verschiedenartigkeit des Wachstums in verschiedenen Abschnitten der Gastrulaleiste zurückschliessen. Dann darf man vermuten, dass die grösste Wachstumsenergie im hintersten Teile des Primitivstreifens lokalisiert sei, während sie mit dem Vorschreiten zum Kopfende allmählig abnimmt. Am Schwanzknoten liegt das Mesoblast auch in mehrfacher Lage, am Kopfe dagegen in doppelter, nicht sehr breiter Schicht. Das Mesoblast wächst also als geschlossene Zellplatte nach den Seiten, seine Elemente sind rundlich und prall, sie hängen innig mit ihren Nachbarn zusammen und lassen nur selten kleine Hohlräume und Spalten zwischen sich entstehen. Sie bekunden niemals die Neigung als amöboide Zellen zwischen den beiden primären Keimblättern umherzuwandern, um sich erst später zu einem Keimblatte zu ordnen. Ich besitze zwar solche Präparate, auf denen sich das Mesoblast als Conglomerat von amöboiden, verästelten Zellen darstellt und einzelne derselben ganz dem losen Gefüge ihrer Genossinen entrissen, bald dem Ektoblaste, bald dem Entoblaste anlagern. Doch kann ich dieses Aussehen der Mesoblastzellen nicht als das natürliche betrachten, da die grössere Zahl meiner Präparate das Mesoblast als zusammenhängende Zellmasse nachweist. Wenn nun einzelne Serien unzweifelhaft für die mesenchymatöse Form des Mesoblastes zu sprechen scheinen, so mag die Ursache in Fehlern zu suchen sein, welche während der technischen Vorbereitungen für die Anfertigung der Schnittserien an den zarten Keimscheiben begangen wurden. Es ist ja leicht verständlich, wie ein kleines Versehen der Vorbehandlung, sei es nun bei der Entwässerung oder während der Einbettung durch Steigerung der Temperatur geschehen, die prallen etwas locker lagernden Mesoblastzellen leichter afficiert und bizarre Zellformen hervorzaubert, ohne die durch ihre festgefügte Lage geschützten Ektoblast- und die platten Entoblastzellen auffallend zu verändern. Wenigstens darf man nicht ohne Weiteres eine gut erhaltene Lage des Ektoblastes als Beweis dafür ansehen, dass auch die übrigen Zellen im natürlichen Aussehen konserviert seien, wie das Bonnet thut.

Ich trete durch diese Angaben in schroffen Gegensatz zu der Auffassung über Bildung und Schätzung des Mesoblastes, wie sie

Bonnet für das Schafei vertritt. (R. Bonnet, Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer gewonnen am Schafei. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Anat. Abt. 1884).

Bonnet hält nemlich den Primitivstreifen der Keimscheibe für allzu klein, als dass man die gesammte Masse des Mesoblastes von ihm allein ableiten könne; er beschreibt, dass ausserhalb des Embryonalschildes auf der Keimblase ein Bezirk sich finde, wo die Mesoblastzellen von einer peripheren wallartigen Verdickung des „Darmentoblastrandes" zentripetal wandern. Diesen Bezirk nennt er den „Mesoblasthof" und glaubt, dass man demselben einen wichtigen Anteil an der Mesoblastbildung zuerkennen müsse. Nach der verschiedenen Entstehungsweise habe man einen am Primitivstreifen gebildeten „ektoblastogenen" und einen vom Darmentoblastwalle hervorwachsenden „entoblastogenen" Mesoblast zu unterscheiden. Der entoblastogene Mesoblast wird etwas früher gebildet, als der Primitivknoten erscheint, es ist also Mesoblast unter der Keimscheibe schon vorhanden, wenn der Ektoblast des Primitivstreifen seine Mesoblastproduktion eröffnet. Späterhin wird der entoblastogene Mesoblast nicht nur am Rande, sondern auf der ganzen peripheren Region des Darmentoblastes gebildet. „Da die Zellen des Mesoblastes aus dem epithelialen Verbande der beiden primären Keimschichten ausgeschieden, ein zwischen den epithelialen Begrenzungslamellen eingeschlossenes, in selbständiger Weise fortwachsendes, aus unregelmässigen Zellformen bestehendes Gewebe bilden, muss man sie als Mesenchym im Sinne der Brüder Hertwig auffassen". Hauptsächlich dieser Schluss, den Bonnet mit logischer Consequenz aus seinen Beobachtungen ziehen muss, bestimmt mich meine Anschauung über die Frage etwas näher zu präcisieren.

Ich habe, um über die Mesoblastbildung Klarheit zu gewinnen, mehrfach unverletzte Keimblasen der Katze in Schnittserien zerlegt und zwar habe ich etliche Keimblasen, die zu dieser Entwicklungsperiode noch frei in der Uterushöhlung liegen, aus dem Uterus herauspräpariert und dann eingebettet, andere Keimblasen dagegen habe ich unversehrt im Uterus liegen lassen und sammt den sie einschliessenden Teil der Gebärmutter in Paraffin eingebettet und geschnitten.

Niemals aber konnte ich beobachten, dass ausserhalb der Keimscheibe das Mesoblast in der Wand der Keimblase früher gebildet wurde, als an andern Stellen. Im Gegenteile fand sich an den jüngsten Keimblasen nur unterhalb der Keimscheibe und hier wieder nur in der Achse derselben das vom Primitivstreifen herauswuchernde Mesoblast, das erst späterhin die Grenze des Keimscheibenrandes überschritt, um sich zwischen die Blastocystenwand zu verbreiten. An keiner Stelle trat ferner das Mesoblast mit dem Entoblaste in eine solch innige Verschmelzung, wie sie an der Gastrulaleiste mit dem Ektoblaste gewöhnlich ist, und es fanden sich keine Andeutungen, dass in der That ein Teil der Mesoblastelemente aus dem Entoblaste sich rekrutiere. Auch bei den Raubtieren ist am Rande der Keimscheibe ein Darmentoblastwall vorhanden und hebt sich durch die grössere kubische Form seiner Zellen deutlich vom übrigen Entoblaste ab; er hat mir jedoch niemals Anlass gegeben, ihn als Bildungsstätte des Mesoblastes zu schätzen. Mir erscheint der Darmentoblastwall ebenfalls als ein Bezirk lebhaften Wachstumes, doch kann ich, da ich keine exakten Beweise für seine Mesoblastproduktion fand, nur die Vergrösserung des Dottersackentoblastes auf Rechnung der Thätigkeit dieses Walles setzen.

Die Beweise, welche Bonnet für seine Ansicht beibringt, scheinen mir auch sonst nicht recht schlagend zu sein. Zunächst wurde die von Bonnet konstatierte Thatsache, dass das entoblastogene Mesoblast des Mesoblasthofes früher gebildet werde, als das Mesoblast unterhalb der Keimscheibe, bis jetzt von keinem andern Forscher bestätigt und gerade der bedeutendste Kenner der Säugetierentwicklung, Köllicker, spricht sich ganz entschieden für das alleinige Wachstum des Mesoblastes aus dem Primitivstreifen aus.

Ferner scheint das Argument Bonnet's, der Primitivknoten sei viel zu klein, um das ganze Mesoblast der Keimscheibe und Keimblase entstehen zu lassen, nicht zutreffend, da man solche Anforderung an den Primitivstreifen überhaupt nicht stellen wird. Denn betrachtet man auf Querschnitten durch den Primitivstreifen die vielen Teilungsfiguren in den soeben aus der Gastrulaleiste hervorgewachsenen und auch den weiter unter dem Ektoblaste hinausgeschobenen Mesoblastzellen, so wird man

sich wol der Anschauung nicht verschliessen können, dass die Mesoblastzellen durch aktive Teilung ihre Zahl rasch vergrössern und einen beträchtlichen Anteil an der schnellen Ausbreitung des mittleren Keimblattes nehmen. Fasst man dazu die verhältnismässig schnelle Rückbildung des Primitivstreifens und das vorschreitende Wachstum des Mesoblastes auf dem Dottersacke ins Auge, so wird man sicher zur Ueberzeugung kommen, dass der Primitivstreifen zwar den ersten Anstoss zur Mesoblastentwicklung darstellt und als Mutterboden für dasselbe kurze Zeit fungiert, aber die Hauptursache der Mesoblastvermehrung in der lebhaften Teilung seiner Elemente selbst zu suchen sei.

Ferner kann selbst die festeste Verklebung des peripheren Mesoblastes mit dem wallförmig verdickten Darmentoblast nicht für die Abstammung der beiden Blätter von einander sprechen, da ja in andern Fällen z. B. an der Haut, im Darme des Embryos u. s. w. Niemand das innige Aufeinanderlagern des Epitheles und des unterliegenden Bindegewebes als Beweis für ihre Zusammengehörigkeit wird auffassen wollen.

Wenn später beim Schafe der Mesoblast bildende Rand des Darmentoblastes vom Embryonalschilde überwachsen wird, so sagt Bonnet: „Die von diesem Rande ausgehende Mesoblastproduktion ist nun ausserordentlich scharf markiert, denn während die in der Peripherie zur Ausbildung des Cöloms verwendeten Zellen alle epitheliales Aussehen annehmen, behalten die proximal unter dem Schilde befindlichen noch den Charakter von Mesenchymzellen". Es soll also die scheinbar mesenchymatöse Form des Mesoblastes am Darmentoblastrande im Gegensatz zu den epithelial geordneten Mesoblastzellen der anfangs ausserhalb der Keimscheibe gelegenen Cölomwände ein weiterer Beweis für die Entoblastogenie des Mesoblastes sein. Doch dieser Unterschied hat nur trügerische Beweiskraft: Ich will nicht wiederholen, dass bei der Katze der Mesoblast innerhalb der Keimscheibe sich als ein geschlossenes Zellblatt ohne amöboide Formen darstellt zu einer Zeit, wo ausserhalb derselben die Leibeshöhle schon aufgetreten und das Mesoblast in Somato- und Splanchnopleura gespalten hat, sondern nur hervorheben, wie bei einer vergleichenden Betrachtung die Frage, ob das Meso-

blast epithelial geordnet oder regellos geschichtet sei, jede Bedeutung für die Beurteilung der Abstammung desselben verliert. Denn wenn man z. B. Querschnitte durch einen Embryo von etlichen Urwirbeln betrachtet und die Form der Mesoblastzellen, welche das nun innerhalb und ausserhalb der Keimscheibe gelegene Cölom umstehen, vergleicht, so erkennt man dass die nahe der Medullarrinne gelegenen epithelial geordneten Mesoblastzellen sowol der somatischen wie der splanchnischen Schichte gegen den Rand der Keimscheibe zu diese Form allmählig verlieren und in plattere, weiter auseinander gezogene Zellen übergehen. Es ist kein fundamentaler Gegensatz zwischen epithelialen und anscheinend mesenchymatösen Zellen zu konstatieren, da beide Formen allmählig in einander übergehen. Erwägt man zudem, dass bei der Umbildung der Urwirbel der dorsale Teil als streng epithelial gefügte Muskelplatte bestehen bleibt, während der mediale Teil sich in verästelte Zellen auflöst, so kann die verschiedene Form der Mesoblastzellen an verschiedenen Orten der Keimscheibe nicht als sicherer Massstab erscheinen, mit dem man die genetische Bedeutung der Zellen bemessen kann.

Es liegt mir ferne, die Anschauung Bonnets als unrichtig zu verwerfen; man muss vielmehr seinen so entschieden ausgesprochenen Angaben Glauben schenken. Ich wollte nur hervorheben, dass manche Beweisgründe Bonnets nicht zwingend für seine Lehre sprechen und ebenso betonen, dass ich bei den Raubtieren keine Thatsachen gefunden habe, welche sich mit den für das Schaf beschriebenen Entwicklungsvorgängen in Einklang bringen liessen, ebensowenig als sich ähnliche Erscheinungen beim Kaninchen, den Mäusen und Beuteltieren zeigen. Ich muss darum an der Anschauung festhalten, dass das Mesoblast als ein kompaktes, zusammenhängendes Blatt von rundlichen Zellen aus dem Primitivstreifen hervorwächst und ich werde darinnen bestärkt durch die Thatsache, dass sich in nächster Nähe des Primitivstreifens deutlich eine Trennung der Mesoblastzellen in somatische und splanchnische Bestandteile nachweisen lässt. Der Unterschied beider dokumentiert sich durch die Verschiedenartigkeit der Färbung. Es ist mir leider noch nicht gelungen, ein Verfahren zu finden, durch welches ich in jedem Falle die zu verschiedenen Leistungen bestimmten Mesoblastzellen

differenzieren könnte, darum erhielt ich Präparate, welche hiefür beweiskräftig sind, nur durch Zufall. Es ist aber an solchen Schnitten ganz auffallend, wie scharf sich, schon in ganz geringer Entfernung vom Primitivstreifen die somatischen Elemente als stark rot gefärbte, etwas abgeplattete und in einfacher Schichte gelagerte Zellen von dem unregelmässig geordneten splanchnischen Blatte sondern. Dieses Verhalten ist übrigens schon H. Strahl (Bildung der Cloake, Arch. Anat. u. Phys. 1886.) aufgefallen, der an Kaninchenkeimscheiben von 1—3 Urwirbeln eine durch Färbungsunterschiede deutliche Gliederung des Mesoblastes beobachtete.

Ich halte die Hoffnung nicht allzukühn, dass die frühzeitige Differenzierung des Mesoblastes sich in Zukunft in viel allgemeinerer Verbreitung wird nachweisen lassen. Jetzt sprechen unsere vereinzelten Beobachtungen wenigstens nicht für die Ansicht, dass alle am Primitivstreifen gebildeten Mesoblastzellen unter sich gleichwertig seien. Vielmehr wird man die so deutlich ausgesprochene, mehrfache Schichtung des Mesoblastes am Primitivstreifen als frühzeitigen Ausdruck der verschiedenen morphologischen Bestimmung dieser Zellen auffassen müssen. Nimmermehr aber kann man der Ansicht huldigen, als könnten sich die vom Primitivstreifen oder aus dem Mesoblasthofe (Bonnet) stammenden Mesoblastzellen regellos untereinander vermischen. Nachdem jetzt noch nachgewiesen ist, dass die Mesoblastzellen sich nächst des Primitivstreifens in zwei unterscheidbare Lagen ordnen, welche sich auf die spätere Leibes- und Darmfaserplatte ungezwungen beziehen lassen, kann man kaum an der mesenchymatösen Natur des mittleren Zellblattes noch festhalten.

An älteren Primitivstreifen lässt sich ebenfalls nach dem Färbungsunterschiede vermuten, dass die dort abgeschnürten Mesoblastzellen schon in kurzer Entfernung ihre Indifferenz aufgeben und mit der Uebernahme einer besondern Funktion auch eine andere Gestalt bekommen. An dem sich rückbildenden Primitivstreifen liegt auch seitlich eine gewaltige Zellmasse, in welche sich die Cölomspalte nicht hereinerstreckt. Die Zellen, welche nun in nächster Nähe der Gastrulaleiste liegen, wo noch eine Wucherung stattfindet, besitzen alle eine rundliche Form.

während sie weiterhin gegen den Rand der Keimscheibe zu, die verästelte Gestalt der Mesodermzellen annehmen. Man kann daher nicht strikte behaupten, dass das mittlere Zellblatt um den Primitivstreifen herum eine indifferente Masse darstelle, die sich erst allmählig zu ihrer Bestimmung entwickle und ich glaube die verästelte Form der Mesodermzellen als den Ausdruck betrachten zu dürfen für die Anpassung, welche die Zellen für ihre Funktion erwerben. Dazu bestimmt mich die regelmässige Wiederkehr der verästelten Gestalt, wenn die Mesodermzellen aus den epithelialen Begrenzungslamellen des Cölomes oder der Urwirbel austreten und die Thatsache, dass die Mesodermzellen an Gegenden wie z. B. am Kopfe, wo keine Höhlungen im mittleren Blatte auftreten, die verästelte Form von Anfang an bewahren. Ich schliesse also, die verästelte Gestalt der Mesodermzellen der Säugetiere ist phylogenetisch nicht mit dem Mesenchym der Wirbellosen in Beziehung zu setzen, sondern stellt eine durch Anpassung an besondere Funktionen notwendig gewordene Bildung dar, da bei der ersten Entstehung des Mesoblastes alle Elemente eine rundliche, unverästelte Gestalt besitzen.

Die Mesoblastbildung bei den Säugetieren lässt sich dann leicht auf das Schema der Enterocölier zurückführen, wenn man die beim ersten Blicke auffälligen Erscheinungen als eine Folge sekundärer Einflüsse auffasst.

Infolge des im Ei reichlich aufgespeicherten Nahrungsdotters wurde in der phylogenetischen Entwicklung die Gastrulation in einem anderen Stile durchgeführt und zwar schwand, wie die Vorgänge am Reptilieneie bezeugen, zuerst die Höhlung der Urdarmdivertikel und die Cölomsäcke wuchsen als zusammengepresste Lappen zwischen die primären Keimblätter hinein, während der Gastruladarm als kleiner Blindsack noch bestehen blieb. Als dann der Urdarm sich nicht mehr sackförmig einsenkte, sondern wie bei Vögeln und Säugetieren als solider Streifen am hintern Ende der Keimscheibe der Mesoblastbildung vorstand, unterlagen auch die beiden Cölomsackplatten weiteren Modifikationen, die statt enger Lagerung der Zellen eine losere Anordnung bedingten. Und da von den Sauropsiden an die embryonalen Hilfsorgane wie Allantois und Amnion eine immer grösser werdende Bedeutung erlangten, so wurde in rückwirkender Folge

die Mesoblastentwicklung noch mehr gestört. Die aus dem Primitivstreifen hervorwuchernden Mesoblastzellen mussten sich sofort diesen Bedingungen anpassen und möglichst schnell auf den Dottersack hinausrücken, um so eine möglichst grosse exoembryonale Leibeshöhle für die Allantois zu bilden, während die Entwicklung im Embryonalkörper bei den Säugetieren im Vergleich zu den Reptilien oder gar zu den Haifischen verzögert wurde. Erst nachdem diese Aufgabe erfüllt ist, tritt die Leibeshöhle innerhalb der Keimscheibe auf und die sie begrenzenden Lamellen erhalten eine epitheliale Anordnung.

Das Amnion.

Die phylogenetische Ursache, welche einstmals die Bildung des Amnions hervorrief, sowie die Bedeutung dieser Umhüllungshaut des Embryos und ihre Beziehungen zur Allantois sind trotz etlicher Erklärungs-Versuche immer noch dunkle Fragen geblieben. Die bislang aufgestellten Hypothesen scheinen keinen Fortschritt unserer Erkenntnis zu bedingen; deshalb will ich sie nur in gedrängter Fassung mitteilen und erst später in eine genauere Kritik derselben eintreten.

Balfour (Vergleichende Embryologie II p. 277—78) hält es wahrscheinlich, dass sich das Amnion als einfache Falte der Somatopleura rings um den Embryo entwickelt habe, in welche sich die Allantois hineindehnte, und demonstriert dann durch physiologische Wahrscheinlichkeitsgründe, dass die Amnionfalte in dem Grade grösser werden musste, als die Funktion der Allantois für das Leben des Embryo wichtiger wurde und darob die Allantois selbst sich vergrösserte. So wurde durch die sich ausbreitende Allantois die Amnionfalte höher über die Dorsalseite getrieben, bis ihre Ränder endlich zusammenstiessen und verschmolzen.

Balfour betrachtet also die Allantois für die eigentliche Ursache der Amnionbildung, allein er verkennt die Schwierigkeiten nicht, welche das frühzeitige Auftreten der Kopffalte seiner Hypothese bereitet.

E. van Beneden und Ch. Julin (Recherches sur la formation des annexes foetales chez les Mammifères: (Lapin et

Cheiroptères). Archives de Biologie tom. V. 1884) heben später den Gegensatz zwischen Kopf- und Rumpfamnion schärfer hervor und drücken dies durch die neue Bezeichnung „Proamnion“ aus, welche für die Kopffalte eingeführt wird. Beide Forscher finden die Ursache der Amnionbildung in mechanischen Momenten: der auf der Oberfläche der Blastocyste gelegene Embryo wird durch sein rasches Wachstum bald zu schwer; er kann infolge dessen nicht mehr auf der Oberfläche liegen bleiben, sondern sinkt in die dottererfüllte Höhlung der Keimblase durch sein Gewicht ein. Da aber der Kopf in seiner Entwicklung dem Rumpfe vorauseilt und schneller ein massiges, gewichtiges Gebilde wird, so sinkt er auch früher in den Dottersack ein, dessen Wände dann als Proamnionfalte den Kopf überwallen. Später wird auch der Rumpf und das Schwanzende des Embryo genügend schwer, um über sich den Dottersack als Rumpfamnionfalte zu pressen. Da zu der Zeit, wo der Kopf des Embryo in die Keimblasenhöhle einsinkt, kein Mesoderm über das Vorderende der Keimscheibe auf den Dottersack gewachsen ist, so kann natürlich in der als vordere Amnionfalte überwallenden Wand des Dottersackes kein Mesoderm vorhanden sein, das Proamnion muss also aus je einer Lage von Ektoderm- und Entodermzellen bestehen; in gleicher Weise würde auch das Rumpfamnion nur aus den beiden primären Keimblättern geschichtet sein, wenn der Rumpfteil des Embryos zu gleich früher Zeit in die Keimblase einsinken könnte. Durch diesen Ideengang werden die beiden belgischen Zoologen dahin geführt, die Bildung des Proamnion beim Kaninchen als eine letzte Erinnerung an die Umkehr der Keimblätter bei Nagetieren aufzufassen.

C. K. Hoffmann (Ueber das Amnion des zweiblättrigen Keimes, Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 23 p. 530. 1884) hat die gleiche Spekulation, dass sich um den Embryo ein völliges aus Ektoderm und Entoderm bestehendes Proamnion bilden würde, wenn sich die Mesodermsäcke ausserhalb des Fötalkörpers nicht ausbreiten würden, durch mehrere schematische Zeichnungen illustriert, ohne für die Richtigkeit dieser Idee exakte Beweise beizubringen.

Alle diese Erklärungsversuche scheinen mir nur Geringes zur Klärung der Frage nach der phylogenetischen Entstehung

des Proamnion beigebracht zu haben; allein ich will jetzt nicht in die Kritik der einzelnen Ansichten eintreten, vielmehr im Verlaufe der Darstellung allmählig nachweisen, welche der bisher geäusserten Meinungen sich durch exakte Gründe stützen lässt oder welche, der thatsächlichen Grundlage entbehrend, als theoretische Spekulation zu verwerfen sei. Ich betone hier gleich ausdrücklich, dass ich nicht in dem Wahne lebe, durch meine Auseinandersetzungen die Entstehung des Amnion unzweifelhaft begründen zu können; im Gegenteile auch meine Versuche führten mich schliesslich zu der Einsicht, dass noch viel zu wenig sichere Beobachtungen vorliegen, um darauf allgemeine Schlüsse mit Erfolg zu bauen. Leider muss ich darum mit offenen Fragen schliessen, doch suche ich die Aufgabe zunächst nur in dem Nachweise, dass die landläufigen Ansichten über Bildung und Bedeutung des Amnion zu allermeist der objektiven Basis ermangeln.

Ein Katzenei des zwölften Tages zeigt in Bezug auf die Mesodermverteilung folgende Verhältnisse: Zu beiden Seiten der Primitivrinne und der Medullarfurche ist das Mesoblast über die Keimscheibe hinausgewachsen und hat sich auf dem Dottersacke bereits in Somato- und Splanchnopleura gespalten. Am Schwanzknoten des Primitivstreifens und hinter demselben sind Mesoblastzellen in grosser Menge angehäuft, vor dem Vorderende der Medullarplatte zieht ebenfalls eine ganz deutliche Schichte Mesoblast vorbei, welche einen breiten ringförmigen Bezirk vor der Medullarplatte bedeckt. Die Leibeshöhle, welche an der hintern Hälfte der Keimscheibe in dem auf dem Dottersacke liegenden Mesoblaste deutlich zu erkennen ist, schwindet gegen die vordere Region, die Medullarplatte immer mehr, so dass vor dem seitlichen vordern Rande der Hirnplatte nur ungespaltenes Mesoblast hinzieht. Dasselbe bildet jedoch ebenso, wie das weiter hinten gelegene schon in äusseres und inneres Blatt gespaltene Mesoblast an der gegen das Entoderm gewandten Fläche solide Zapfen und Sprossen als Anlagen der Blutgefässe. Beiläufig sei erwähnt, dass am Vorderende der Medullarplatte das Mesoblast niemals mit dem Entoderme verschmolzen war, sondern stets als deutlich getrenntes Blatt erfunden wurde.

Das unter der Embryonalanlage befindliche Mesoblast setzt sich überall ohne Unterbrechung in das auf dem Dottersacke liegende Blatt fort, eine Trennung desselben in gesonderte ento- und exoembryonale Abschnitte, speciell am Vorderrande der Keimscheibe habe ich nicht bemerkt. Das Mesoblast, welches auf dem Dottersacke liegt, stellt also einen vollkommen geschlossenen, mehr ovalen Ring dar, der die Keimscheibe allseitig umgrenzt und es findet sich keine Stelle, wo die Lage unterbrochen, also ein Loch in dem Mesoblaste zu erkennen wäre, deshalb kann ich die Angabe von van Beneden und Ch. Julin wonach beim Kaninchen im Felde vor der Medullarplatte ein mesodermfreier Bezirk, das „proamniotisches Loch" sich finden soll, für die Katze nicht bestätigen. Zu so früher Zeit, wann das Gehirn erst in Form einer Platte angelegt ist, sieht man wie am Hinter- und Seitenrande der Keimscheibe, so auch an deren Vorderrande das Mesoblast zwischen die beiden Blätter der Blastocyste eingewachsen ist und wenn die Spaltung des Mesoblastes durch die Cölomhöhle vom Primitivstreifen nach vorwärts sich fortpflanzt, so wird auch das Mesoblast vor dem Vorderrande, sowie seitlich der Medullarplatte von ihr ergriffen, dann liegt die exoembryonale Leibeshöhle auch vor dem Kopfende der Embryonalanlage und verbindet in Form eines schmalen Kanales die lateral gelegenen Perikardialhöhlen. Hensen (Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte I. 1876. Taf. IX. fig. 28) bildet in der Flächenansicht einer Kaninchenkeimscheibe mit drei Urwirbeln vor der Medullarplatte ein „dunkles Hufeisen" ab, das sich lateral in die Herzanlage fortsetzt. Und Köllicker (Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 1879. fig. 164) bestätigt diesen Befund, er stimmt jedoch Hensen in der Deutung nicht bei. Das Hufeisen der Kaninchenkeimscheibe lässt sich aber mit der kanalförmigen Leibeshöhle, die ich bei der Katze fand, sehr wol in Einklang bringen. Während Hensen auf Schnitten eine Communikation der von ihm fälschlicherweise für Herzanlage gehaltenen Perikardialhöhlen nicht nachweisen konnte, ist sie auf meinen Schnitten deutlich zu erkennen. Jenseits der vor dem Kopfe gelegenen schmalen Cölomhöhle erstreckt sich das

Mesoblast noch ein beträchtliches Stück über den Dottersack, so dass hier keine Stelle liegen kann, die als mesodermfreie Stelle in Anspruch zu nehmen wäre.

Stülpt sich nun das Vorderhirn in die Keimblase ein, so wird auch der in der Keimblasenwand liegende exoembryonale Teil der Perikardialhöhle zugleich eingebuchtet; die Mesodermhöhle liegt dann auf der schräg nach innen gegen den Vorderdarm abfallenden Blastocystenwand, welche jetzt schon die innere Falte des Proamnion darstellt, allein sie reicht nicht mehr bis an den Grund derselben, wo die Umbiegung des Hirnplattenektoderms in die innere Lage des Proamnions statt hat. Deshalb bleibt dort eine Stelle, wo Ektoderm nunmehr allein an das innere Keimblatt stösst. Dieselbe ist während dieser Entwicklungsperiode noch sehr klein und unbedeutend. Erst von diesem Zeitpunkte ab darf man von einer mesodermfreien Stelle oder einem proamniotischen Loche der Säugetierkeimblase sprechen. Nachdem dieses einmal gebildet ist, schreitet die Ausbildung des Proamnion, das nur aus Ektoderm und Entoderm geschichtet ist, in raschem Tempo weiter. Der hufeisenförmige Rand jedoch, an welchem das eingesenkte Proamnion in die Wand der rundlichen Keimblase übergeht, ist und bleibt überall sowol vorne als seitlich von Mesoderm umstellt und besonders vor dem eingesenkten Vorderhirne sieht man auf der Wand des Dottersackes viele Blutgefässe radienartig ausstrahlen, welche sich als Aeste der vena omphalomesenterica sammeln. Dieselben waren schon an jungen Keimscheiben ohne Urwirbelgliederung in der Anlage erkennbar, deshalb schliesse ich, dass weder sie noch das Mesoderm sekundär vor dem Proamnion zwischen die primären Lagen der Keimblasenwand eingewandert sein können.

Während der Rumpf des Embryo noch unbewegt auf der Oberfläche der Blastocyste verweilt, entwickelt sich das Proamnion rasch zu bedeutender Ausdehnung und Längsschnitte beweisen unzweifelhaft, dass seine Vergrösserung gleichen Schritt mit dem caudalwärts gerichteten Wachstum des Darmnabels hält. Das Proamnion wird also um so grösser, je mehr sich der Vorderdarm vom Dottersacke abhebt und durch Verschluss zu hohlem Schlauche den Darmnabel nach hinten schiebt.

Nachdem jetzt nachgewiesen ist, dass an jungen Keimblasen der Katze vor dem Embryonalschilde ein proamniotisches Loch nicht vorhanden ist, muss man wohl die Frage aufwerfen, auf welche Weise dasselbe späterhin zu Stande kommt?

Am besten wird hier ein allgemeiner Ueberblick über die Keimscheibe uns zur Beantwortung leiten.

Es findet sich nemlich schon in ganz jungen Keimscheiben eine schmale Strecke, die wirklich ganz frei von Mesoderm ist und wo Ektoderm direkt an das Entoderm stösst. Das ist in der Achse unterhalb der Medullarfurche der Fall, wo die Chorda als rinnenartiges Schaltstück des Entodermes zwischen dem rechten und linken Cölomsacke liegt. Dieses Verhalten lässt sich vom Kopfknoten des Primitivstreifens bis zum Vorderrande der Medullarplatte verfolgen, aber direkt vor demselben in der Keimblasenwand liegt wieder Mesoderm, das hier über die Mittellinie ungebrochen hinwegstreicht.

Nun finde ich an jungen Keimscheiben, dass gerade unter dem Vorderrande der Medullarplatte das Entoderm zu wuchern anfängt; denn während das innere Keimblatt unter der ganzen Keimscheibe und unter dem Keimblasenektoderm als eine Lage abgeplatteter, polyedrischer Zellen hinstreicht, stehen plötzlich unter dem Vorderrande der Hirnplatte grosse kubische Zellen. Diese durch die verschiedene Zellform ausgesprochene aktive Vermehrung der Entodermzellen führt auch bald zu einer kleinen Falte des innern Keimblattes, welche gegen die Keimhöhle gewandt ist.

Man erkennt bald, dass sie den ersten Beginn der Bildung des Vorderdarmes anzeigt; denn sie wächst rasch ventral vor und grenzt das blindgeschlossene Rohr des Vorderdarmes vom Dottersacke ab.

Zu gleicher Zeit erheben sich die Ränder der bisher flachen Medullarplatte, um sich dorsal zur Decke der Hirnblasen zu vereinen. Daneben greifen noch zwei Falten seitlich zwischen Hirnblase und Dottersack ein und schnüren den Kopf von der Blasenwand los.

Man hat also am Kopfende der Embryonalanlage drei verschiedene Wachstumsprocesse zu unterscheiden, erstens die Wachstumsvorgänge, welche die Schliessung des Vorderdarmes,

zweitens die, welche den Schluss der Hirnblasen bedingen, und drittens Faltungen, welche die Abhebung des Kopfes von der flachen Keimscheibe herbeiführen.

Ohne Zweifel steht die Bildung der Falten in innigstem Zusammenhange mit der plastischen Gestaltung des Embryonalkörpers, welche zunächst durch die Erhebung der beiden Rückenwülste angebahnt wurde. Nachdem dies geschehen, lassen sich an der Keimscheibe zwei Bezirke unterscheiden, in welchen die Entwickelung ungleichmässig verläuft. Während nemlich am Rumpfe die nächsten Vorgänge, als da sind Abgliederung der Urwirbel, Anlage des Wolffschen Ganges, ausschliesslich im Mesoderm sich abspielen, concentrirt sich am Kopfe alle Fortbildung im Ektoderme und Entoderme und die Entwicklung ist mehr beschleunigt. Die Hirnblasen schliessen sich rasch, ebenso der Vorderdarm, deshalb vereinen sich auch die Perikardialhöhlen sehr frühzeitig. So sind gleichzeitig zwei Falten am Vorderende bestrebt, den Embryo vom Dottersacke loszulösen, sowohl ektodermale wie entodermale Falte ist halbkreisförmig und umgreift wie ein Heiligenschein das vordere Körperende, ihre tiefste Einsenkung liegt in der axialen Mittellinie, die auch die Richtung ihres intensiven Wachstums darstellt, während sie seicht nach den Seiten ausstreichen.

So bildet sich die Proamnionfalte vor dem Kopfe nur als Folge der Wachstumsprocesse welche die Abhebung des Kopfes von der flachen Scheibe herbeiführen, und wird hauptsächlich aus je einer Lage des äussern und innern Keimblattes gefügt, da in diesen Schichten ausschliesslich energische Teilung und Vergrösserung statt hat. Die Annahme, dass ihre Bildung sich aus einer vor der Keimscheibe gelegenen mesodermfreien Stelle ungezwungen ableiten lasse, musste verworfen werden, da ein solcher Bezirk am Katzenei nicht nachgewiesen werden konnte. Es blieb also nur die kleine axial gelegene Stelle am Vorderrande der Keimscheibe, welche als Ausgangspunkt des ekto-entodermalen Amnion betrachtet werden darf und erst durch sekundäres Wachstum vergrössert sich dasselbe zu der bekannten mächtigen Hülle um den Kopf des Embryo. Mit dieser Auffassung stimmt auch eine Beobachtung, die ich an jüngeren Stadien öfters machte, dort wurde nemlich in die noch wenig tief einge-

buchtete Proamnionfalte in einigen Fällen die vor dem Kopfe gelegene exoembryonale Leibeshöhle mit hineingezogen; in andern Fällen lagen zahlreiche Mesodermzellen in ihr.

Die Ursache, warum jedes mesodermale Element später aus dem Proamnion schwindet, wird wahrscheinlich in Verschiebungen zu suchen sein, die durch das Wachstum des Proamnion selbst und durch die Ausdehnung der Keimblase sammt der Uteruskammer bedingt werden. Das Proamnion wird nicht nur ventral gegen den Embryonalkörper wachsen, sondern auch sich durch Einfügung neuer Zellen peripher am Dottersacke vergrössern.

Die Richtung des energischesten Wachstumes mag hauptsächlich axialwärts liegen, und die Direktion, in welcher sich die vordere Amnionfalte bewegt, ist wie alle Abbildungen übereinstimmend lehren, nicht eine solche, dass man älterem Sprachgebrauche folgend, sagen dürfte: das Proamnion erhebt sich über den Kopf. Im Gegenteile, der freie Rand des Proamnion bleibt unverrückt gegen die Embryonalscheibe in der gewölbten Fläche der Keimblase, während das Proamnion als Umhüllungshaut des stetig sich vergrössernden Kopfes fortwährend an Ausdehnung zunimmt.

Nicht zur selben Zeit, sondern gegen die Bildung des Proamnions verspätet, findet auch am hintern Leibesende eine Abhebung des Embryonalkörpers von der flachen Scheibe statt und zwar in ähnlicher Weise wie vorne, da ebenfalls eine Entodermfalte den Enddarm vom Dottersacke abgrenzt und eine Ektodermfalte den Rumpf hinten und seitlich in die Höhe treibt. Allein die Ektodermfalte arbeitet hier nicht so flugs wie vorne und das Schwanzende wächst nicht in den Dottersack ein. Während dies noch flach auf der Oberfläche der Blastocyste liegt, erhebt sich über ihm die hintere Amnionfalte; sie ist aus Ektoderm und Mesoderm gefügt und steht an der Basis in so inniger Verbindung mit der Allantoiswand, dass man sie getrost als einen Teil derselben bezeichnen kann. Wenn sich die Falte zuerst am hintern Ende des Primitivstreifens erhebt, ist das Cölom noch nicht in den Embryonalkörper eingedrungen und reicht nur bis zur Wurzel der sich erhebenden Falten. Am Hinterende ist es die somatische Wand der exoembryonalen

Leibeshöhle, welche sich als Ringsfalte erhebt und bei der weitern Entwicklung des Rumpfamnion findet man die Körperseitenplatten in hervorragender Weise beteiligt, welche sich nach der Amnionbildung ventralwärts zurückbeugen, um die Bauchdecke zu schliessen. Diese Thatsache spricht energisch gegen die Annahme, dass das Rumpfamnion aus mechanischen Ursachen gebildet sei und lässt dasselbe vielmehr als eine rein morphologische Bildung erkennen.

Meine Beobachtungen führen mich zu dem Schlusse, dass das Amnion, welche sich aus zwei getrennten Anlagen, der vordern und hintern Falte bildet, nicht ein einheitliches Gebilde ist. Die verschiedenartige Struktur der beiden Falten lässt sie nicht als gleichwertig schätzen und die verschiedene Zeit ihrer Bildung in der Ontogenie weist auf verschiedene Entstehung in der Phylogenie.

Besonders die frühzeitige Bildung der Kopfamnionfalte ist, wie Balfour selbst einsah, ein schwer zu beseitigender Einwurf gegen dessen Hypothese, welche die Allantois als die Ursache der Amnionbildung betrachtet. Man glaubt freilich die voreilige Proamnionbildung als Fälschung der Ontogenie erklären zu können, allein da die exacte Forschung bis jetzt wenig schlagende Beweise für solche Fälschungen beigebracht hat, und ich auch nicht weiss, durch welchen Massstab man erkennen könnte, ob ein Entwicklungsvorgang normal oder zeitlich verschoben sei, und aus welchen Ursachen die nach Balfour später gebildete Kopffalte plötzlich die Rumpffalte in der Entwicklung überflügle, so werde ich mich einzig an die Thatsachen halten und die frühzeitige Bildung des Proamnions als Erinnerung an ihr phylogenetisch älteres Auftreten betrachten.

Die vollkommen verschiedene Bildung und Struktur der hintern Falte zwingt mich, dieselbe als ein ganz andersartiges Gebilde aufzufassen und den schon von van Beneden und Ch. Julin betonten Gegensatz gegen die Proamnionfalte noch schroffer auszusprechen.

So erscheint das Amnion als embryonales Hilfsorgan, das sich erst allmählig durch Anpassung aus zwei getrennten Anlagen entwickelt hat.

Wir haben zunächst die Anschauung zu widerlegen dass die

Erhebung der Amnionfalten in grauer Vorzeit durch das Einsinken des allmählig schwerer gewordenen Embryos in den Dottersack bedingt und seitdem aus dem gleichen Grunde in der Ontogenie der Amnioten bewahrt worden sei. Wenn man zuvörderst nach einem exacten Grunde für diese Lehre sucht und sich durch Gewichtsbestimmungen von ihrer Richtigkeit überzeugen lassen will, so findet man nirgends eine thatsächliche Angabe über das Verhältnis des Embryonalgewichtes zu der Dichtigkeit des Nahrungsdotters und die Lehre von der bedeutenden Gewichtszunahme des Embryo stellt sich als eine wenig begründete Hypothese dar. Es ist übrigens auch schwer, sich in Wirklichkeit vorzustellen, auf welche Weise ein solch grosses Gewicht in jungen zarten Keimscheiben erzielt werde, damit diese in den zähflüssigen und wahrscheinlich specifisch schwereren Dotter einsinken können. Ausserdem erscheint das Ei bei allen Amnioten als eine pralle Blase, deren Wände sich straff und glatt zur kugeligen oder elliptischen Form zusammenschliessen. Wenn die oberflächlich gelagerte Keimscheibe durch ihr Gewicht in die Keimblase einsinken würde, so müsste sich nach physikalischen Gesetzen eine einfache Ringfalte um sie erheben, die ja, da der Kopf, wie van Beneden und Ch. Julin meinen, schwerer ist, am Vorderende höher aufsteigen könnte als am hinteren. Diese Falte wäre ein Teil des Dottersackes, die nach der verschiedenen Verteilung des Mesodermes entweder nur aus Ektoderm + Entoderm, oder aus Ektoderm + Mesoderm + Endoderm gebildet wäre und es leuchtet ein, dass diese Falte erhoben würde durch den unter der schweren Keimscheibe seitlich ausweichenden Nahrungsdotter, infolge dessen von ihm auch ausgefüllt sein müsste.

Einer solchen theoretischen Forderung wird aber durch die embryologischen Thatsachen nicht Genüge geleistet; höchstens die Kopfamnionfalte liefert uns ein Bild, das man als Ueberwallen des Dottersackes über den Kopf deuten könnte, die Struktur der Rumpfamnionfalte hingegegen, die nur aus Ektoderm + Somatopleura besteht und von der Wand des Dottersackes durch die geräumige Höhlung des exoembryonalen Cölomes getrennt ist, macht jene Lehre durchaus unannehmbar.

Ferner müsste — stets vorausgesetzt, dass der Embryo in

die Höhlung der Blastocyste einsinkt — die Kopf- und Rumpfamnionfalte durch zwei seitliche Falten mit einander in Verbindung stehen. Solche Falten werden zwar seit den Untersuchungen K. E. von Baer's als die „seitlichen Amnionfalten" immer wieder in den Lehrbüchern und in Specialabhandlungen erwähnt, doch ich muss gestehen, dass ich bis jetzt bei den verschiedensten Embryonen der Amnioten die Anwesenheit von seitlichen Falten nicht entdecken konnte, ebensowenig konnten mich die Zeichnungen früherer Forscher darüber belehren. Ich finde allüberall nur eine deutliche Falte am Schwanzende, d. i. die Rumpfamnionfalte und am Kopfende das Proamnion als Nische der Keimblase gebildet.

Diese Einwürfe scheinen genügend, um bestimmt zu erklären, die Bildung des Amnion kann nicht durch die Gewichtszunahme des Embryo in mechanischer Weise erklärt werden.

Van Beneden und Ch. Julin führen diese mechanische Anschauungsweise bis ins Extrem, indem sie sogar die ektodermalen Zotten um die Keimscheibe des Kaninchens und deren Verlötung mit der Uterinschleimhaut als Ursache für die Amnionbildung betrachten und sagen, erst nachdem die Keimblasenwand durch die Zotten an der Schleimhaut fixiert sei, könne die Embryonalscheibe anfangen einzusinken. Dabei vergessen sie aber, dass die Blastocyste der Säugetiere mit Zono- oder Discoplacenta in gesonderte Kammern des Uterus eingeschlossen ist und mit grosser Gewalt an die Schleimhaut desselben gepresst wird. Infolge dessen würde auch ein bedeutend schwererer Embryo durch die Spannung der äussern Blasenwand und den hydrostatischen Druck des flüssigen Dottersackinhaltes sicher an der Oberfläche gehalten werden. Andrerseits wird die Keimblase nicht fixiert in den Eiern der grossen Gruppe der Sauropsiden, trotzdem bildet sich ein Amnion ebenso wie bei den Säugetieren. Es ist auch darauf hinzuweisen, dass die Säugetierkeimscheibe nicht regelmässig an der Oberfläche der Blastocysten liegt, wie man es fordern müsste, wenn sie zur Amnionbildung einfach durch ihr Gewicht einsänke. Häufig wird durch die Bewegung des Muttertieres die Embryonalscheibe in eine seitliche Lage gebracht oder liegt von vornherein nach unten, ein Befund, der gegen die mechanische Erklärung spricht. Ebenso

führt uns die Entwicklungsgeschichte der Nagetiere mit invertierten Keimblättern die Bildung eines Amnion vor Augen, ohne dass man dafür die Erklärung von einem Einsinken der Keimscheibe in den Dottersack gebrauchen könnte.

Von welcher Seite auch man die mechanische Theorie von van Beneden und Ch. Julin betrachten mag, stets begegnet man so vielen Widersprüchen, dass man derselben nicht beistimmen wird, da den Thatsachen zu wenig Rechnung getragen ist.

Nun will ich versuchen die phylogenetische Entstehung zunächst des Proamnion zu verfolgen und hoffe durch einen Vergleich der Embryonalentwicklung von Amnioten und Fischen am leichtesten meinen Ideengang darzustellen.

Sowol am Ei der Fische, wie an dem der Amnioten sammelt sich das Bildungsplasma an einem Pole in einer Keimscheibe, von welcher sich der Embryo in ziemlich gleichartiger Weise abhebt und seine plastische Körperform sich gestaltet.

Bei den Fischen findet man das Bestreben vorherrschend, dass der frühzeitig als solider Strang abgeschnürte Embryonalkörper sich immer mehr von der Keimscheibe ablöst und zwischen Eihaut und Dotter weitergleitend allmählig die Dotterkugel umwächst. Durch die Untersuchungen M. von Kowalewski's (Ueber die ersten Entwicklungsprocesse der Knochenfische. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie Bd. 43) ist festgestellt, dass das Längenwachstum beim Knochenfischembryo fast ausschliesslich im Kopfe lokalisiert ist und dass man das Schwanzende geradezu als punctum fixum betrachten kann, das die Trägheit seiner Entwicklung erst aufgiebt, nachdem sich der übrige Fischkörper fast vollkommen differenziert hat.

Bei den Embryonen der Amnioten finden sich die gleichen Entwicklungsvorgänge und ich hatte genug Gelegenheit zu zeigen, wie die ersten und schnellsten Bildungsprocesse sich ausschliesslich am Kopfe abspielen, der sich ebenso früh von der flachen Keimscheibe abhebt, als das Schwanzende lange in ihrer Ebene liegen bleibt. Aber anstatt wie der Fisch die Dotterkugel zu umwachsen und sich als grösster Kugelkreis über sie hinzuspannen, krümmt sich der Embryo der Amnioten spiralig zusammen, umwächst niemals den Dottersack, sondern bleibt wie ein Anhängsel an einer Seite desselben hangen.

Um eine derartige Aenderung des Entwicklungsmodus zu begreifen, stelle ich folgende Betrachtung an.

Der Dotter des Fischeies ist zähe, dickflüssig und von einer harten Schale umgeben, zwischen beiden gleitet der Embryo, da keine Möglichkeit vorhanden ist, dass er in den zähflüssigen und allseitig gespannten Dotter eindränge. Bei den Sauropsiden ist der Dotter aber dünnflüssiger geworden, auch wird er nicht mehr direkt von einer Eischale, sondern vom weissen Dotter umhüllt. Wenn sich also der Embryo, wie er es von den Fischen ererbt hat, von der Keimscheibe abschnürt, um den Dottersack zu umwachsen, so kann er auf dem nunmehr flüssiger gewordenen Dotter nicht mehr gleiten. Er wird durch den Mangel eines widerstandskräftigen Dotters von der peripheren Wachstumsrichtung abgelenkt und wächst fernerhin in die proammiotische Tasche des Dottersackes hinein, die er durch seine fortschreitende Abschnürung stetig vergrössert, da ja die Ausbildung des Proammion hauptsächlich mit dem caudalwärts rückenden Darmnabel in Beziehung steht.

Es ist selbstverständlich, dass die Abschnürung des Fischembryo von der Keimscheibe nur durch ein energisches Wachstum der Keimblätter am Kopfe stattfindet; ist bei den Amnioten die Zelllage der Keimscheibe wenigstens in doppelter Schicht über die ganze Keimblase geführt, so ist es natürlich, dass bei der Abschnürung des Kopfes nicht nur dessen Zellen, sondern auch die Zellen der Dottersackwand sich beträchtlich vermehren müssen, dass also zu gleicher Zeit mit der Abhebung des Kopfes ein Verschliessungsvorgang und eine Vergrösserung der Dottersackwandung vor der Keimscheibe statt hat. Ich habe für die Katze Beweise beigebracht, dass das Proamnion nicht ein Teil des Dottersackes ist, der den Kopf des Embryo überwallt, als dieser in den flüssiger gewordenen Dotter einsinkt, und betrachte jetzt nach dieser Auseinandersetzung das Proammion als eine Bildung, welche bei den Sauropsiden durch die von den Fischen ererbte Abschnürungstendenz des Kopfteiles bedingt wird.

Der Fischembryo wird als solider Strang auf der Keimscheibe angelegt und schiebt sich als massiges Gebilde um den Dotter herum. Die Einrichtung eines besondern embryonalen Kreislaufes ist bei ihnen im Allgemeinen nicht gegeben. Der

Gasaustausch scheint sich demnach an der ganzen Oberfläche des Körpers durch die Eischale in ausreichender Weise zu vollziehen. Anders bei den Amnioten, wo der Sauerstoff erst die Eischale und das Eiweiss durchdringen muss, um zum Embryo zu gelangen. Solange derselbe in flacher Scheibe ausgebreitet ist, wird sich auch hier die Atmung ungestört bewerkstelligen, aber wenn nun der Kopf sich plastisch gestaltet und infolge der Abschnürung vom Dottersacke sich immer tiefer in die proamniotische Tasche hineinsteckt, dann wird ein Zeitpunkt eintreten, wo die noch flach gebliebene Rumpfregion des Körpers dem Sauerstoffbedürfnisse des Embryos nicht mehr genügend arbeiten kann, so wird ein Teil des Enddarmes mit der Funktion betraut, für die Atmung während des Fötallebens als Specialität zu sorgen und wächst als Allantois in die exoembryonale Leibeshöhle, um durch Anlagerung an die seröse Hülle der Sauerstoffquelle möglichst nahe zu kommen Mit dem Wachstume der Allantois wird die Leibeshöhle auch über den Embryo ausgedehnt und so das Rumpfamnion gebildet, das sich später mit dem Proamnion zu einer einheitlichen Hülle des Embryo vereint. Die Frage, warum ein Teil des Enddarmes sich zum Atemorgane umgestaltet, kann ich nicht mit Thatsachen beantworten, theoretische Erklärungen liegen hiefür jedermann auf der Hand. Ich weise nur darauf hin, dass Atemorgane überhaupt an keine bestimmte Lage zu den übrigen Organen gebunden sind, wie man aus der netten Zusammenstellung embryonaler Atemorgane bei Sarasin erkennt. Wenn hier Kiemen, dort der Schwanz, dort die Bauchdecke der Atmung dient, so hat die Verwendung eines ausgestülpten Darmschlauches als embryonale Lunge nichts auffallendes.

Ich will noch eine Beobachtung einflechten, welche den engen verwandtschaftlichen Zusammenhang und den Parallelismus der Eientwicklung von Fischen und Amnioten zeigt. Die spiralige Drehung des Embryo der Amnioten steht nemlich nicht vereinzelt, sondern das gleiche Verhalten findet sich fast bei allen Fischen.

Man betrachte nur das Ei irgend eines Knochenfisches z. B. der Forelle, so wird man sehen, dass ich oben Unrecht hatte, als ich sagte, der Fischembryo liege wie ein grösster Kugelkreis

über die Dotterkugel; er zieht sich, richtiger gesprochen, als flach gewundene Spirale über dem Dotter so, dass Kopfende seitlich dem Schwanzende ausweicht. Fast in jeder Arbeit über Fischentwicklung findet man Abbildungen, die eine derartige Krümmung des Embryo illustrieren; als besonders instruktiv sind hiefür die Tafeln in Rathke's Abhandlung über den Schleimfisch, Blennius viviparus.

Auch die Haifische zeigen eine schwache Drehung, denn Dohrn (die Entwicklung und Differenzierung der Kiemenbogen der Selachier. Mitteil. Station Neapel Bd. V p. 111) sagt: „Von vorneherein ist der Embryo der Selachier nicht auf einer geraden Längsachse gebildet, vielmehr ist dieselbe je weiter gegen das Vorderende, umsomehr gekrümmt. Die Krümmung ist am stärksten im Kopfe.

Bei den Amnioten ist die Spiraldrehung sehr stark ausgesprochen und längst an den älteren Embryonen bekannt. Genauere Betrachtung zeigt aber, dass dieselbe schon in der frühesten Zeit, wo sich eben die Embryonalanlage bemerkbar macht, nachzuweisen ist. Denn auf der Keimscheibe aller Meroblastier verläuft die Primitivrinne nicht streng in der Achse der Keimscheibe und wenn sich vor ihr die Medullarfalte einsenkt, so tritt die Abweichung von der axialen Richtung noch deutlicher hervor. Sie steigert sich mit dem weitern Wachstume des Embryos und wird unzweifelhaft, wenn derselbe das Kopfende in das Proamnion einbuchtete. Von da ab krümmt sich der Embryo in auffallender Weise und keinem der früheren Untersucher ist die Spiralkrümmung entgangen.

Diese Thatsache ist zwar noch nicht klar ausgesprochen worden, doch haben die meisten Forscher, welche Entwicklungsgeschichte der Amnioten studierten, dieselbe gesehen, ohne sie weiter zu würdigen. Alle Abbildungen von Embryonalanlagen der Amnioten beweisen, dass das von mir hervorgehobene Verhältnis wirklich ein allgemein verbreitetes ist, wie ich es auch an den verschiedenartigsten Keimscheiben erkannte. Ich verweise als Illustration dieser Darstellung nur auf Köllickers Handbuch, durch dessen naturgetreue Figuren Jedermann die Anschauung gewinnen wird, wie frühe sich die spiralige Beugung geltend macht.

Aus dem Umstande halte ich die Krümmung für einen spe-

cifischen Charakter der Embryonen, wie sie sich auf meroblastischen Eiern entwickeln und sehe in dem ausserordentlich frühzeitigen Auftreten derselben in der Keimscheibe der höchsten Amnioten einen Beweis dafür, dass sie als uraltes Erbstück der Fischentwicklung von deren Nachkommen ererbt und treulich bewahrt wurde.

Da der Embryo der Amnioten nicht mehr eine grosse, solide Dotterkugel umwächst und in Folge der plastischen Körpergestaltung, wie oben gezeigt, in den Dottersack sich hineinarbeitet, so wird die Spirale, welche der Körper des meroblastisch stilisierten Fischembryos um einen grossen Durchmesser, nemlich der Dotterkugel beschreibt, enger zusammengeschoben und darum zur auffallenden Darstellung gebracht. Wird der Schwanz ein langes Körperanhängsel, wie bei Reptilien, so kompliciert er die Spirale.

Man wird kaum die Wahrheit treffen, wenn man aus dem zeitweilig spiralig gedrehten Zustande des Wirbeltierembryo auf die Gestalt der Vorfahren zurückschlösse, und spiralig gewundene Prävertebraten als Stammhalter vermutete.

Unter allen Umständen ist die Drehung ein sehr wichtiger Vorgang, da sie noch von den höchsten Wirbeltieren in gleich typischer Weise, wie von den Fischen durchlaufen wird. Aus diesem Grunde möchte ich auch eine Erklärung, die sich mir zuerst aufdrängte, nicht als erschöpfend betrachten und ich führe sie nur an, um ein ganz oberflächliches Verständnis zu versuchen.

Der Fischembryo wird sich um den Dottersack krümmen, weil er für sein Längenwachsthum anders keinen Platz findet. — Knochenfische, deren Eischale frühe reisst, heben sich ebenso schnell von der Dotterkugel ab, als Haifische — und er muss sich in der spiraligen Richtung legen, damit Kopf und Schwanz nicht aufeinander stossen und sich in der Entwicklung beirren.

Auch die eigentümliche Art der Kopfbeuge, welche allen Amnioten und ausserdem den Elasmobranchiern zukommt, scheint sich leicht mit der Anwesenheit eines grossen flüssigen Nahrungsdotters in Zusammenhang bringen zu lassen. Alle Vertebraten, abgesehen von Amphioxus und Cyclostomen besitzen eine deutliche Gehirnbeuge, welche man als allgemeinen Wirbeltier-

charakter ansprechen kann, nur die Amnioten und Haifische bilden ausserdem eine Kopfbeuge aus. Da diese also nur bei einer kleineren Anzahl von Wirbeltieren erscheint, so wird man sie nicht, wie Balfour glaubt, als Eigenschaft betrachten dürfen, welche von den Vorfahren den heutigen Vertebraten vererbt wurde.

Solange der Embryo über einen zähen Dotter gleitet, müssen sich alle Organe in einer diesen sekundären Einflüssen angepassten Weise entwickeln; wird er aber, wie z. B. bei Haifischen, schnell vom Dottersacke abgehoben oder schnürt er sich bei dem Amnioten auf einer prallen, immerhin leichter gestaltbaren Nährblase ab, so können durch solche Umänderung der Existenzbedingungen im Embryonalleben sich gewisse Wachstumsprocesse weiter entfalten, deren Wirkung bisher durch einen zähen Dotter paralysiert wurde. Wahrscheinlich ist die Kopfbeuge durch die schon bei den Fischen auftretende Hirnbeuge voraus bestimmt. Vorerst kann ich den sichern Nachweis des ursächlichen Zusammenhanges nicht bringen, doch hoffe ich in kurzer Zeit dies durch die Embryologie von Rhodeus amarus nachholen zu können, wo ich schon Spuren einer Kopfbeuge beobachtet habe.

Dohrn (l. c. p. 257 oben) sucht die Ursache der fehlenden Kopfbeuge in dem Drucke, welcher bei Teleostiern sowol vom Deckblatte, wie vom Chorion auf den Kopf ausgeübt wird, er ist jedoch nicht von der absoluten Sicherheit seiner Erklärung überzeugt.

Die Entwicklung des Amnion verläuft bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren nicht genau in gleicher Weise; es fallen bei der Vergleichung vielfach Differenzen in die Augen, die man als Folge der Fortentwicklung der einmal gebildeten Embryonalhülle und einer bessern Anpassung an die äusseren Bedingungen auffassen kann. Leider sind die Untersuchungen über die Amnionbildung bei den Sauropsiden noch viel zu vereinzelt, als dass ich jetzt mit Hilfe der Litteratur eine völlige Entwicklungsreihe des Amnion in der Phylogenie zusammenstellen könnte. Ich hoffe jedoch, dass die wenigen aufgefundenen Daten genügen werden, neue Untersuchungen über diesen Punkt anzuregen.

Bei den Reptilien ist ganz besonders die frühzeitige Bil-

dung der Kopffalte beobachtet worden. Strahl (Beiträge zur Entwicklung der Reptilien, Archiv für Anatomie und Physiologie, Anatom. Abteilung 1883, Taf. I. Fig. 2) bildet einen Längsschnitt durch einen Eidechsenembryo von 1—2 Urwirbel ab, wo das hackenförmig nach abwärts gebogene Vorderende der muldenförmigen Hirnplatte schon von einem Proamnion umhüllt ist. Das gleiche Verhalten zeigen die Figuren 3 und 4, welche Kupffer (Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Arch. f. A. u. E. 1882. Taf. I) von jungen Eidechsenembryonen von 3 Urwirbelpaaren giebt.

Diese Abbildungen zeigen ganz klar, der Rand der vordern Falte erhebt sich nicht über die Keimscheibe, sondern bleibt im Niveau der Dottersackoberfläche liegen. Daher ist das Wachstum der Falte, wie bei den Säugetieren gegen die Ventralseite, nie gegen den Rücken gerichtet und man darf hier ebensowenig von einer Erhebung, weit richtiger aber von einer Einbuchtung der Proamniontasche sprechen. Wie die Figuren Kupffers lehren ist das Proamnion schon weit entwickelt, ehe das Rumpfamnion auftritt.

Was die Mesodermverteilung anlangt, so betont Strahl (Marburger Sitzungsberichte 1884. 6. August. p. 117) ausdrücklich, dass zur Zeit der ersten Einsenkung der Kopfscheide nach vorn von der Embryonalanlage noch kein freies Mesoderm in der Keimscheibe vorhanden sei. Man könnte daraus schliessen, bei den Reptilien sei durch diese mesodermfreie Stelle die Bildung des Proamnion sicher vorbereitet, allein wenn man bedenkt, wie frühzeitig sich z. B. bei der Eidechse die proamniotische Tasche einbuchtet und wie schnell hernach oberhalb des abgebeugten Kopfes das Mesoderm in Somatopleura und Splanchnopleura gespalten wird, so wird man wol zugeben, dass die Schnelligkeit dieser Entwicklungsprocesse bei den Säugetieren allmählig vermindert wurde. Das Mesoderm hat demnach genug Zeit sich vor der Keimscheibe auszubreiten, ehe die Einstülpung erfolgt.

Bei den Vögeln entsteht das Proamnion frühzeitiger als die Rumpffalte; es finden sich aber keine Angaben, ob vor der Hirnplatte freies Mesoderm liegt. Denn Ravn (Ueber die meso-

dermfreie Stelle in der Keimscheibe des Hühnerembryos. Archiv für Anatomie und Physiologie, Anat. Abteil. 1886) hat nicht die Ausbildung, sondern nur die Rückbildung des Proamnions beim Hühnchen untersucht.

Ueberblickt man die Vorgänge, welche zur plastischen Gestaltung des Embryonalkörpers führen, so wird man in allen Abbildungen finden, dass die Abschnürung des Embryos vom Dottersacke bei den Sauropsiden in viel rascherem Tempo vorschreitet, als bei den Säugetieren. So z. B. hat bei den Vögeln die ventralwärts gerichtete Drehung der Leibesplatten schon begonnen, wenn sich eben erst die Rumpfamnionfalte erhebt. Bei den Säugetieren hat dagegen der Embryo kaum Anstalten getroffen, sich von dem Dottersacke loszuschnüren, er liegt noch als flache Scheibe auf ihm, wenn die Rumpffalte sich über den Primitivstreifen und den hintern Rumpfteil erhebt.

Ich schliesse daraus, bei den Mammalien ist die Anpassung an die scheibenförmige Lagerung aller Embryonalorgane weiter vorgeschritten und die Rumpfamnionfalte erhebt sich verhältnismässig zu früherer Zeit als bei den Sauropsiden. Im Vergleiche zu letzteren sind hier die Vorgänge komplicierter, da die Keimblase der Mammalien zugleich mit der Entwicklung der Keimscheibe wächst und ihr Volumen vergrössert, während bei den Sauropsiden die Grösse des Dottersackes beim Beginne der Entwicklung fixiert ist und sich durch sie stetig verringert.

Auch die Form und Lage der Allantois erleidet in der Reihe der Amnioten manichfache Umbildungen, die sich bei den placentalen Säugetieren am manichfaltigsten gestalten.

Bei den Reptilien (Balfour vergl. Embryologie II p. 187) ist sie zuerst gerade nach hinten gewendet, nimmt aber allmählig eine ventrale Richtung.

Bei den Säugetieren wird sie nicht mehr in der Achse angelegt, sondern erhält gleich bei der Anlage eine schwache Direktion nach rechts, der sie fernerhin treu bleibt.

Leider fehlen in diesen Fragen noch viele ausführliche Untersuchungen, aber ich hoffe durch die ärmliche Zusammenstellung die Wahrscheinlichkeit der Ansicht nachgewiesen zu haben, dass die Entstehung des Amnion und der Allantois bei den Amnioten nicht gleichartig verläuft, sondern mehrere Modifikationen

aufweist, welche man ungezwungen als Anpassung auf die veränderten Existenzbedingungen beziehen kann. Die erste Bildung dieser Embryonalorgane, speciell des Proamnions entsprach sicher nicht dem Zwecke, zu welchem das Gebilde später verwandt wurde und auch die für die Atmung gebildete Allantois bietet in ihren ersten Anfängen bei Reptilien Anhaltspunkte für die Behauptung, dass sie nicht gleich solche Bahnen verfolgte, wie sie die moderne Ontogenie kennen lehrte, sondern dass sie erst eine Zeitlang die möglichst beste Form und Lage ihrer selbst probieren musste. Das Verhältnis der Allantois beim Opossum kann als Ueberbleibsel solcher Versuche betrachtet werden, da man Selenka's Auffassung von ihrer Rückbildung beizustimmen durch Thatsachen nicht gezwungen wird.

Die Ursache der ungemein frühzeitigen Proamnionbildung der Reptilien scheint in den vorwiegenden Kopfwachstume der Fische gegeben zu sein, dadurch wird der Embryo teilweise vom freien Zutritte der Luft abgesperrt und bildet aus dem vermehrten Atembedürfnisse heraus ein neues embryonales Hilfsorgan die Allantois, die durch ihre weitere Ausbildung sich das Rumpfamnion gestaltet und mit dem Proamnion zu einheitlicher Hülle zusammenschweisst. Auch die spiralige Drehung des Embryo lässt sich durch den Nachweis ihres Vorkommens bei den Fischen als alter embryonaler Wirbeltiercharakter auffassen und die Kopfbeuge der Amnioten scheint ebenfalls ein durch das Eileben bedingter Larvencharakter zu sein.

Alle Hilfseinrichtungen können aber nur bis zu einem gewissen Grade dem Lebensbedürfnisse des Embryo genügen, sie versagen einmal und dann ist die Ursache gegeben, dass das Junge die Eischale verlässt. Die Geburt, wenn man auch den Durchbruch der Schale durch die Jungen der Sauropsiden unter diesen Begriff stellen darf, folgt ebenso verschiedenen Ursachen, von den Reptilien bis zu den Säugern. Im Eie der Sauropsiden ist soviel Nahrungsdotter niedergelegt, dass sich der Embryo zum ausgebildeten, selbständig lebenden Tiere ausbilden kann, bei den Säugern genügen aber die embryonalen Hilfsorgane und auch die Reizung des Uterus nicht für die völlige Entwicklung, deshalb tritt nach der Geburt eine fernere

Brutpflege der Jungen durch die Einführung der mütterlichen Zitzen ein.

Es erübrigt zum Schlusse der Ansichten von van Beneden und Ch. Julin zu gedenken, welche die Bildung des Proamnions als eine rudimentäre Umkehr der Keimblätter betrachten. Der Grund dieser Anschauung liegt in der Homologisierung der Ektodermzotten um die Keimscheibe bei Kaninchen und Fledermaus mit dem „Träger" der Nagerkeimblase. Beide sind aber nicht identisch, da der Träger von den Rauber'schen Deckzellen gebildet wird, während die Ektodermzotten sich auf der späteren serösen Hülle aufrichten. Die Umkehr der Keimblätter bei den Nagetieren erinnert auch nicht im Entferntesten an die Proamnionbildung aller Amnioten und der Ausdruck „Umkehr der Keimblätter" will doch nicht besagen, dass die Keimblätter der Blastocyste der Nager durch Umkehr ihre phylogenetische Bedeutung änderten. Im Gegenteil soll damit bezeichnet werden, dass die Keimblase der Mäuse im engen Uteruslumen so komprimiert werde, dass der Dottersack über die Keimscheibe reicht und oberhalb derselben zusammenschlägt. Abgesehen von dieser Lageveränderung der Keimscheibe bilden sich alle Organe in der für Amnioten typischen Weise.

Gerade die Nager mit invertierten Keimblättern liefern ein ausgezeichnetes Beispiel gegen die Anschauung von van Beneden und Ch. Julin; denn bei ihnen bildet sich, ohne dass wie bei Cavia ein Dottersack vorhanden wäre, in welchen der Embryo einsinken könnte, oder ehe derselbe bei Mus entsteht, eine deutliche vordere und hintere Amnionfalte. Ich muss auf die Abbildungen Selenka's (Studien zur Entwicklungsgeschichte der Tiere Heft 1 und 3) verweisen, damit man erkenne, dass die Hülle, welche als Proamnion von den belgischen Forschern in Anspruch genommen wird, nichts anderes ist, als die Wand des dorsal geschlagenen Dottersackes. Auch die Erklärung, dass die solide Allantois die seröse Hülle des Nagetiereies einbuchte und die Proamnionhöhle in zwei Abschnitte teile, entbehrt so sehr der morphologischen Basis, dass man nicht darüber diskutieren kann. Van Beneden und Ch. Julin haben übrigens die Schwäche der Proamniontheorie selbst empfunden und sie am Schlusse ihrer Abhandlung fast völlig zurückgenommen, indem

sie das Proamnion der Nagetiere als Fälschung der primitiven Entwicklungsgeschichte und die proamniotische Tasche als scheinbare einfache Einstülpung der Blastocyste bezeichnet haben.

Am Vorderende hebt sich der Embryo von der flachen Keimscheibe ab und erlangt plastische Form, während der Rumpf noch lange flach ausgebreitet bleibt. Von der verschiedenen Zeit und Art der Abhebung des Embryonalkörpers absehend, will ich zum Schlusse nur das Verhalten des Mesoderms und seine Differenzierung hervorheben. Es ist bekannt, dass die Gliederung der beiden Cölomsäcke in Urwirbel und Seitenplatten nur am Rumpfe hinter der Herzhöhle eingreift, während davor am Kopfe des Mesoderm sich nicht in zwei Abschnitte differenziert.

Die Lage und Form des frühzeitig abgeschnürten Darmabschnittes; des Vorderdarmes hebt diese Verschiedenheit der Mesodermentwicklung besonders deutlich hervor im Gegensatz zu dem späteren Rumpfdarme.

Während am Rumpfe die Urwirbel seitlich dem Medullarrohre anlagern und beim Zerfall in Myotome und Sklerotome das Rückenmark mit einer dichten Hülle von bindegewebigen Zellen umgeben, durch welche die Chorda immer mehr vom Entoderme abgetrennt wird, so dass der später differenzierte Darm in etlicher Entfernung von der Wirbelsäule am Mesenterium in der Leibeshöhle aufgehängt ist, die seitlich zwischen Urwirbel und Entoderm gegen die Mittellinie vordrang, liegt der abgeschnürte Vorderdarm direkt unter dem Gehirne, dem nur spärliches Mesoderm angelagert ist, und die Hauptmasse des Mesoderms ist auf die ventrale Seite geschoben.

Auch die Lage der Leibeshöhle zeigt erhebliche Unterschiede. An jungen Keimscheiben sind die Cölomsäcke in der wenig gewölbten Ebene der Keimscheibe ausgebreitet; später werden sie gegen die ventrale Mittellinie zusammengerückt, d. h. nach abwärts gedreht. Diese Lageveränderung tritt nun am Kopfe und am Rumpfe zu ganz verschiedener Zeit ein.

Im Rumpfe, welcher am längsten als flaches Gebilde liegen bleibt, gliedert sich der Mesodermsack in 2 Abschnitte, von denen die Urwirbel zunächst in der Fläche neben der Medulla liegen bleiben, während die Seitenplatten, die horizontale Lage

aufgeben. Sie werden nach der Seite gedreht, jedoch nicht wie man erwarten sollte, ventralwärts, so dass der Abschluss des Embryonalkörpers möglichst rasch erzielt werde, sondern gerade entgegengesetzt nach dem Rücken zu. Wenn die Achse der Leibeshöhle in den jüngeren Keimscheiben horizontal liegt, so trifft das Ende einer durch das Cölom gelegten Querachse ungefähr die Mitte des Medullarrohres. Würden die Seitenplatten abwärts gedreht, d. h. in einer solchen Richtung, welche die ventrale Vereinigung derselben anstreben würde, dann müsste sich das Achsenende von der Mitte des Rückenmarkrohres immer mehr gegen dessen Wand und die dorsale Mittellinie verschieben und durch Fortsetzung der Bewegung könnte ein Stadium erreicht werden, in welchem die Achse der Leibeshöhle parallel mit der dorsoventralen Ebene der Embryonalanlage stünde. Ein derartiges Verhalten weisen alle Embryonen der Haifische und die Mesodermsegmente des Amphioxus auf.

Bei den Amnioten geschieht aber eine Drehung im eben besprochenen Sinne nicht; das Achsenende des Cöloms rückt vielmehr gegen die ventrale Mittellinie und noch weiter in den Dottersack hinein und die Achse selbst verläuft in einer gegen die Symmetrieebene schräg geneigten Richtung nach oben und lateral aussen. Die am Ektoderme gelegene somatische Wand des Cölomsackes, welche in die Rumpfamnionfalte übergeht, biegt sich gegen die Urwirbel in Folge dessen unter einem mehr oder minder stumpfen Winkel ab.

Am Kopfe hingegen wird die ventralwärts gerichtete Drehung der Mesodermsäcke schon begonnen, ehe dieselben sich in Urwirbel und Seitenplatten gegliedert, ja bevor überhaupt die Spaltung des Cöloms bis gegen das Gehirn vorgeschritten ist. Die Mesodermhöhle liegt weit von der Mittellinie entfernt zu einer Zeit, da die Hirnplatte noch flach ausgebreitet ist und grenzt sich sowol proximal wie distal scharf ab. Nun hebt sich in rascher Gestalt das Kopfende von der Blastocyste ab, der Vorderdarm schliesst sich und die Verschiebung der Kopfmesodermhöhle erfolgt ventralwärts, ehe sie Zeit fand, sich gegen das Hirn und auf den Dottersack auszubreiten.

Da die Spaltung des Mesoderms nicht weit genug in den Embryonalkörper am Kopfe vorgedrungen war, so schloss sich

auch der Darm ab, ohne von der Splanchnopleura umhüllt zu sein; er liegt daher direkt unterhalb des Hirnes und die beiden Mesodermhöhlen können nur noch unterhalb des Vorderdarmes zur Vereinigung gelangen. Derselbe stösst späterhin ausschliesslich mit seiner ventralen Fläche an die verschmolznen Perikardialhöhlen und bleibt ausserhalb der Leibeshöhlung auch im ausgebildeten Tiere liegen, während im Rumpfe nur ein verschwindend schmales Streifchen seiner dorsalen Wand, nemlich da wo das Mesenterium sich an ihn festsetzt, nicht von der Leibeshöhle umgeben ist.

Im Kopfe steigt der innere winkelig zusammengepresste Bezirk der Wand der Perikardialhöhle als solide Leiste zwischen Ektoderm und Vorderdarm in die Höhe, sie zerfällt aber bald in ein Gewebe verästelter Mesodermzellen, wie sie im Rumpfe den Sklerotomen entsprechen. Niemals nimmt sie um das Hirn eine fest gefügte Gestalt an.

Aus diesem verschiedenen Verhalten und der durchaus homologisirbaren Umbildung des Mesoderms schliesse ich, dass die Mesodermhöhle vorne am Kopfe nicht homolog ist der Leibeshöhle im Rumpfe und dass sie die Bezeichnung „Leibeshöhle des Kopfes“ überhaupt nicht verdient. Es bestanden bisher genug Unannehmlichkeiten, welche durch die Auffassung der Kopfmesodermhöhle als Leibeshöhle bedingt waren, dass der Versuch einer neuen Erklärung keine besondere Motivierung erheischt.

Wir sehen sowol Kopfmesodermhöhle wie Leibeshöhle entstehen als Teile der beiden Cölomsäcke, welche vom Primitivstreifen aus zwischen die primären Keimblätter eingewachsen sind. Der hintere Rumpfabschnitt der Cölomsäcke gliedert sich in segmentweise geordnete Urwirbel und in einen nicht segmentirten Teil, die Seitenplatten, deren Höhlung, die spätere Leibeshöhle aus dem Embryonalkörper hinausreicht auf den Dottersack; dadurch wird sie in einen ento- und einen exoembryonalen Raum zerfällt.

Am Kopfabschnitte der Cölomsäcke wiederholt sich von alle diesen Vorgängen nichts, die Mesodermsäcke besitzen gegen den Dottersack geschlossene Höhlen, sie gliedern keine Urwirbel ab, ihr Hohlraum wird nicht Leibeshöhle.

Deshalb setze ich der Kopfmesodermhöhle im Rumpfe Leibeshöhle + Urwirbelhöhle homolog und stelle mir vor, dass im Rumpfe durch die Gliederung in Urwirbel und Seitenplatten auch eine gewisse Differenzierung der histologischen Elemente eingetreten sei, vielleicht in folgender Weise: In der äussern Wand der Urwirbel, den Myotomen und in den Körperplatten wurden die quergestreiften Muskelelemente lokalisiert, während in der Kopfmesodermhöhle diese Gliederung nicht stattfand und also auch eine histogenetische Differenzierung fehlt.

Die Kopfmesodermhöhle bleibt in einem primitiveren Zustande verharren, als die Cölomhöhle des Rumpfes, sie wird früher in die plastische Gestaltung des Embryonalkörpers hereingezogen, als die fernere Gliederung des Mesoderms, deren gewaltige Ausbildung doch ihren Grund in einer Anpassung an das langdauernde Eileben hat, über sie Gewalt bekam. Die Leibeshöhle des Rumpfes kann man, wie sich von selbst versteht, nicht mit den Mesodermhöhlen des Amphioxus parallelisieren, denn denselben kann nur Leibeshöhle + Urwirbelhöhle entsprechen. Darum werden die Kopfmesodermhöhlen direkt homolog den Ursegmenthöhlen des Leptocardiers zu setzen sein.

Diese Auffassung der Perikardialhöhle stützt sich nicht auf neue Thatsachen, sondern sucht das längst Bekannte nur zum schrofferen Ausdrucke zu bringen. Sie vermeidet dadurch die vielen Schwierigkeiten der älteren His'schen Anschauung und man kann theoretisch die Bildung der Brustwand und der quergestreiften Herzmuskulatur aus der scheinbaren Splanchnopleura ohne Anstoss erklären, da sich hier, wo der Darmkanal frühe geschlossen wurde und anders gelagert ist als im Rumpfe, eine wahre Splanchnopleura, die ausschliesslich glatte Muskelelemente enthielt, nicht gebildet hat. Ausserdem lässt sich das häufige Vorkommen der quergestreiften Muskulatur am Oesophagus ungezwungen durch die nicht scharf zum Ausdrucke gelangte Lokalisation histogenetischer Processe verständlich machen.